Die

Embryonalentwicklung von Gonothyraea loveni Allm.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt

der hohen philosophischen Fakultät der Universität Rostock

von

Jac. Wulfert
aus Troisdorf.

Mit drei Tafeln.

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1902.

Referent: Prof. Dr Seeliger.

Sonderausgabe aus der Zeitschrift für wiss. Zoologie LXXI. Bd., 2. Heft.

Gonothyraea loveni, eine *Campanularide*, ist schon mehrfach der Gegenstand von entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen gewesen. Ich erinnere an die alte Arbeit LOVEN's (26) und an die von R. S. BERGH (8) aus dem Jahre 1878. Beide Werke entsprechen nicht mehr den Anforderungen, die jetzt, bei den seither so wesentlich vervollkommneten Untersuchungsmethoden, an eine entwicklungsgeschichtliche Arbeit gestellt zu werden pflegen. Es erschien daher eine erneute Untersuchung dieser Hydrozoe als wünschenswerth.

Die Arbeit wurde im Winter 1900 und Sommer 1901 im zoologischen Institute der Universität Rostock unter der steten Leitung und liebenswürdigen Unterstützung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Prof. SEELIGER, ausgeführt. Möge es mir gestattet sein, ihm auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank hierfür auszusprechen.

Außerdem habe ich die angenehme Pflicht, Herrn Prof. WILL für das rege Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat, sowie für die Winke bei Auswahl der Litteratur zu danken.

Gonothyraea kommt allgemein verbreitet in der Ostsee bei Warnemünde vor; das Thier sitzt auf Seegras (Zostera marina) fest; schon wenige Kilometer von der Küste entfernt, ist es möglich, Material in reichlichem Maße zu erhalten. BERGH beschreibt *Gonothyraea* als reichlich verbreitet bei Kopenhagen und Svendborg, desgleichen ist bei Kiel das Vorkommen dieser Hydrozoe bekannt, so dass *Gonothyraea* im gesammten Gebiete der westlichen Ostsee vorzukommen scheint.

Wegen der Undurchsichtigkeit der Eier von *Gonothyraea* waren bei der Beobachtung des lebenden Objektes nur unsichere Resultate zu gewinnen; was auf diese Weise gesehen werden kann, hat bereits R. S. Bergh in größtentheils richtiger und genauer Weise beschrieben. Ich habe desshalb auf Schnitten durch konservirtes Material einen zuverlässigeren Einblick in die Vorgänge der Entwicklung zu gewinnen gesucht. — Die Konservirung der Gonophoren — eine vorherige Isolirung der Eier war schlechterdings unmöglich, da sie fast stets in Folge der festen Konsistenz der umgebenden Medusenhüllen zerrissen wurden — geschah ausschließlich mit Sublimat-Essigsäure (auf 100 Theile 8%igen Sublimat-Seewassers 2 Theile koncentrirter Essigsäure).

Von Farbstoffen wählte ich die Doppelfärbung mit Ehrlich-schem Hämatoxylin und ca. 2% Orange G in wässriger Lösung. Die Methode giebt vorzügliche Bilder und ist sehr zu empfehlen.

Die Untersuchung der Centrosomen geschah an in Flemming'scher Lösung (schwaches Gemisch) konservirtem Material. Sehr zu statten kam mir hierbei die soeben erschienene Arbeit Boveri's: »Über die Natur der Centrosomen«, vierter Theil der Zellenstudien (6). Die Färbung geschah nach der verbesserten Eisen-Hämatoxylinmethode Heidenhain's (cf. Mayer & Lee).

Die Festheftung der Planula und ihre weitere Entwicklung zum fertigen Hydroidpolypen wurde an Thieren beobachtet, die sich in den Aquarien aus Eiern entwickelt hatten.

1. Die Entstehung der Geschlechtsprodukte.

Die festsitzenden medusoiden Anhänge von *Gonothyraea* stehen bezüglich ihrer Organisation in der Mitte zwischen freien Medusen und einfachen Sporosaks; ihr Studium erscheint desshalb von besonderem Interesse.

Allman (1) giebt als Erster eine Darstellung der Schichten, die bei der Bildung der medusoiden Gonophoren von *Gonothyraea* betheiligt sind. Seine Ausführungen lassen entsprechend dem damaligen Stande der noch jungen Keimblätterlehre an Klarheit zu wünschen übrig. Die Ektotheka, Mesotheka und Endotheka Allman's entsprechen nicht ganz den Schichten der Medusenglocke, die wir gegenwärtig als wesentlich verschiedene Theile zu unterscheiden pflegen. Die Endotheka ist nichts Anderes als das Ektoderm des Magenstiels der Meduse. Die Mesotheka entspricht im Wesentlichen der Stützlamelle; das Ektoderm der Subumbrella hat Allman nicht gekannt,

denn es fehlt bei ihm jede Angabe hierüber. Die Ektotheka, »with thread-cells« mit ihren Nesselzellen ist gleich dem Ektoderm der Meduse. Bei meinen Untersuchungen konnte ich im Entoderm der Meduse die Radiärgefäße und den Ringkanal erkennen und eben so treten die Tentakel auf Totalpräparaten gut hervor.

Die Gonangien entspringen nach WEISMANN (34) »nicht eigentlich in der Achsel zwischen dem Hauptast und einem Hydranthenstiel, sondern von der Basis des letzteren selbst, da wo er von dem Hauptast abgeht«. Männliche und weibliche Gonangien sind auf Jugendstadien äußerlich nicht von einander zu unterscheiden; ihre Gestalt vergleicht WEISMANN treffend mit einem umgekehrten Zuckerhut.

Was die Entstehung der Keimzellen betrifft, so geben Autoren wie LENDENFELD (24), TICHOMIROFF (33), offenbar getäuscht durch die Ähnlichkeit junger Keimzellen mit gewissen Entodermzellen des jungen Gonangiums an, dass jene aus dem inneren Keimblatt des Gonangiums entständen. Erst die Untersuchungen WEISMANN's und DE VARENNES' stellten die Anwesenheit der Keimzellen im Entoderm des Stammes und der Zweige des Gonangiums (Fig. 1), ferner ihre Wanderung in die Gonangien fest. Diese Eizellen ragen niemals frei in die Leibeshöhle, sondern sind stets von einem, oft allerdings sehr feinen, Epithelüberzug bedeckt. WEISMANN verwendet bekanntlich diese Thatsache für seine Theorie, dass die Geschlechtszellen im Entoderm eingewanderte Ektodermzellen seien, die die Stützlamelle durchbohrt hätten und gewissermaßen in der Tiefe des Entoderms liegen blieben. Diese aus rein theoretischen Gesichtspunkten aufgestellte Lehre gewinnt an Wahrscheinlichkeit dadurch, dass die jungen im Entoderm sich vorfindenden Geschlechtszellen gewissen ektodermalen interstitiellen Zellen ungemein ähneln. Von diesen letzteren sind sie nur durch den merklich vergrößerten Kern und ein stark glänzendes Kernkörperchen unterschieden; dass sie nun in der That aus diesen interstitiellen Zellen hervorgehen, um nach Durchwanderung der Stützmembran zu Urgeschlechtszellen zu werden, werde ich im Folgenden feststellen. Wenn auch die Wanderung dieser Zellen aus dem Ektoderm ins Entoderm schon durch die amöboide Form der Elemente an und für sich wahrscheinlich ist, muss doch versucht werden, den Vorgang an einer lückenlosen Reihe aller Zwischenstadien klar zu legen.

Unterhalb eines jungen Gonangiums findet man im Cönosark recht häufig Zellen derart in der Stützlamelle liegen (Fig. 2*a*), dass diese Lage nur als eine Folge der Durchwanderung der Stützlamelle

aufgefasst werden kann. Die Stützlamelle ist an dieser Stelle verdickt, intensiv gefärbt und grenzt sich scharf von den eingewanderten Keimzellen ab. Weiterhin sehen wir auf dieser Figur in der Entwicklung fortgeschrittenere Eizellen im Entoderm liegen; im Ektoderm hingegen treffen wir alle Übergangsformen von interstitiellen Zellen zu Ooblasten an: zwischen jüngeren, die sich kaum von den gewöhnlichen interstitiellen Zellen unterscheiden, liegen solche, die den im Entoderm liegenden Zellen bereits an Größe gleichen. Der Grund, dass die Ooblasten ihre primäre Keimstätte im Ektoderm verlassen, mag wohl darin liegen, dass sie im Entoderm günstigere Ernährungsbedingungen als im Ektoderm finden. Die Keimzellen wandern in Folge ihrer amöboiden Bewegungsfähigkeit aktiv den Stamm hinauf. Hinsichtlich der Ausdehnung des Wanderungsgebietes wird Weismann Recht haben, wenn er die Wanderung im Allgemeinen nur bis zum nächsten Gonangium reichen lässt.

Auch bei *Gonothyraea* leitet, gleichwie bei vielen anderen näher untersuchten Hydrozoen ein ektodermaler Glockenkern die Entstehung der Meduse ein. In Fig. 3 sehen wir, wie eine Zellvermehrung im Ektoderm den Entodermblindsack des Blastostyls vor sich her treibt und jederseits zu einer Entodermduplikatur Anlass giebt; wir haben hier die erste Anlage der Radiärgefäße und der beiden Schichten der Entodermlamelle vor uns. In der Folge differenziren sich die Zellen des Glockenkerns zum Epithel der Subumbrella der Meduse. Eine sekundär im Glockenkern auftretende Glockenhöhle (Fig. 4) wird durch den bald mächtig empordrängenden Spadix zum Theil wieder verdrängt. Zu dieser Zeit durchbrechen die Eizellen die Stützlamelle des Spadix und treiben hier das Ektoderm vor sich her, das nun die Eier wie ein feines Zellhäutchen überzieht. Bei älteren Eiern gelingt es nicht mehr, dieses das Ei umgebende Ektoderm nachzuweisen, es verschwindet bis auf einige Reste, die auf dem sich später zurückziehenden Spadix gelagert sind (Fig. 1). Gedrängt durch die rasch zunehmende Dottermasse des wachsenden Eies verschmelzen nunmehr die oben erwähnten beiden Schichten der Entodermlamelle zu einem einschichtigen Blatte, nur dort, wo die Radiärgefäße verlaufen, bleiben sie zweischichtig (Fig. 5*a*). Kurz vor Ausstoßung des ersten Richtungskörperchens des Eies zersprengt die jetzt vollständig entwickelte Meduse die Gonotheka und tritt an der Spitze des Blastostyls nach außen. Erst in diesen frei über die Gonotheka sich erhebenden Medusen durchlaufen die Eier, die gewöhnlich in

einer Anzahl von 1—3 angelegt sind, die Furchung und weitere Entwicklung. Hier befinde ich mich hinsichtlich des Unterschiedes zwischen männlichen und weiblichen Mekonidien im Gegensatz zu Weismann. Dieser schreibt nämlich: »Die Autoren lassen die Mekonidien ohne Unterschied des Geschlechtes mit vier Radiärkanälen, einem Ringkanal und mit Randtentakeln versehen sein. Dies ist zwar für die Weibchen richtig, bei den Männchen aber kommen die Kanäle in der Regel nicht vor.« Ich habe in allen meinen Präparaten, sowie in denen, die mir vom Universitäts-Institute zur Verfügung gestellt wurden, diese Kanäle bei männlichen Medusen auffinden können (Fig. 5*a*, II). Die Zahl der Tentakel des Mekonidiums beträgt ca. 6—9. Es ist auffallend, dass die Tentakel um die Zeit der Befruchtung des Eies auf das deutlichste ausgebildet sind, um dann ziemlich schnell bis auf Rudimente zu verschwinden. Ich stimme mit Weismann überein, wenn er sagt: »Die Tentakel haben die Aufgabe den Samengehalt des umgebenden Wassers festzustellen und den Anstoß zur Öffnung des Glockenmundes zu geben.« Es gelang mir, an der Basis der Tentakel, bezw. am Glockenmunde eine wohl ausgebildete Ringmuskulatur festzustellen, die offenbar zu dieser eben angegebenen Funktion in Beziehung steht (Fig. 1*a*).

Die männlichen Keimzellen wurden zuerst von Bergh und Weismann aus dem Ektoderm des Glockenkernes hergeleitet. Weismann erkannte jedoch bald seinen Irrthum; er fand im Cönosark des Stockes, und zwar im Entoderm desselben, Keimzellen, welche eben so wie die weiblichen Keimzellen im Entoderm des Stammes und Blastostyls aufwärts wanderten, um schließlich in ein Gonophor einzutreten. Die primäre Keimstätte ist aber auch hier gleicherweise wie bei den weiblichen Keimzellen das Ektoderm. Man sieht häufig männliche Urkeimzellen des Ektoderm durch die Stützlamelle in das Entoderm einwandern. Fig. 2*b* zeigt uns Ursamenzellen jeder Größe im Ektoderm; eine Zelle durchwandert gleich wie bei den weiblichen Urkeimzellen die Stützlamelle, andere Spermatoblasten liegen schon im Entoderm. Sie sind plasmareich mit wohl kontourirtem Kern und einfachem Kernkörperchen versehen. In den Gonophoren zeigen sie Anfangs noch dasselbe Aussehen und dieselbe Kernbeschaffenheit wie im Entoderm des Stammes; dann nehmen sie allmählich durch fortgesetzte Theilung innerhalb der Gonangien an Größe ab, bis sie in älteren Gonophoren sich als kleine Spermatiden mit farblosem Protoplasma aber intensiv gefärbten Kernen darstellen. Ganz reife Spermatozoen bestehen nach Bergh aus einem biskuitförmig einge-

schnürten Köpfchen mit langem Geißelfaden. Die ältesten Entwicklungsformen, die mir zu Gesicht kamen, zeigten eine birnförmige Gestalt; Spermatozoen im Momente des Freiwerdens habe ich nicht beobachtet, immerhin wäre eine Quellung des Köpfchens und dadurch erfolgende biskuitförmige Gestalt des Spermatozoons im letzten Augenblicke möglich, wenn ich dies auch nicht für wahrscheinlich halte. Bemerkenswerth ist noch bei älteren Gonophoren eine feine Strahlung, indem die Spermatozoen mit ihren Geißelfäden vom Spadix aus in radiärer Anordnung nach der Peripherie ausstrahlen. Nachdem die Meduse sich ihrer Geschlechtszellen entledigt hat, zieht sie sich immer mehr und mehr zusammen, sie wird resorbirt, wie dies schon Lister und nach ihm Lovén (26) erkannt haben.

Ciamician (12), Weismann (34), Tichomiroff (33), Brauer (10) haben bei verschiedenen Hydrozoen den Nachweis geführt, dass von den in den Glockenkern des weiblichen Gonophors einwandernden Keimzellen nur einige zu wirklichen Eizellen werden, die meisten von ihnen als Nährmaterial dienen. Die Angabe Brauer's, dass die Sonderung in Ei und Nährzellen nicht erst in der Reifungsstätte zu erfolgen scheint, sondern schon während der Wanderung im Entoderm der Gonophorenknospe, kann ich nur bestätigen. Recht häufig findet man nämlich im Cönosark des Gonophors Eizellen, in denen der Kern noch seine kugelige Form zeigt, das zarte Chromatinnetz aber, welches die wirkliche Keimzelle aufweist, ist nicht mehr vorhanden: Das Protoplasma verräth schon deutliche Zeichen der Auflösung. Ursprünglich sind alle Keimzellen gleichgeartet und zu demselben Zwecke prädestinirt, nur diejenigen aber werden zu Eizellen, welche durch eine bessere Ernährung und durch die Gunst der Lagebeziehungen bevorzugt sind. Ein großer Theil wird schon auf der Wanderung umgestaltet oder rückgebildet, andere, die die Reifungsstätte erreichen, fallen hier der besser ernährten und desshalb stärkeren Schwesterzelle zum Opfer, und zwar nehme ich mit Doflein (15) an, dass hierbei die kleinere Zelle nicht von der größeren umschlossen und gefressen wird, ich habe das niemals beobachten können; sondern habe gefunden, dass die große Zelle an der Peripherie mit einer kleineren verschmilzt, sich das Plasma aneignet und den Kern vernichtet, indem sie die in demselben enthaltene brauchbare Substanz noch zu ihrer Ernährung verwendet. Auf diese Weise bemächtigt sich eine Zelle allmählich des Protoplasmas aller übrigen und gestaltet es zu Reservestoffen, dem Deutoplasma. Die weitere Ernährung erfolgt dann neben der Aufnahme flüssiger Substanzen vom Spadix

her durch immer wieder einwandernde »Nährzellen«. Sobald sie mit dem Ei in Berührung kommen, werden sie assimilirt. Recht auffällig war mir der folgende Fall von Phagocytose. Da der Spadix sich schon stark zurückgezogen hatte, handelte es sich um ein in der Entwicklung zurückgebliebenes Ei oder vielleicht auch um eine abgesprengte Blastomere. In diese sieht man nun zahlreiche Nährzellen von amöboider Gestalt einwandern, andere liegen schon mitten im Dotter, wieder andere sind bereits zerfallen und zeigen unregelmäßig gestaltete Plasmareste, die sich mit Hämatoxylin blau färben; ich habe diesen Vorgang in Fig. 6 abgebildet.

Im Zellkörper der jüngsten noch unreifen Eier lassen sich zwei Schichten unterscheiden: Ein peripheres, hyalines Ektoplasma und ein mit größeren Dotterschollen und Dotterkugeln versehenes Endoplasma. Das Erstgenannte umgiebt als eine verhältnismäßig dünne Schicht das Endoplasma (Fig. 7). Die Form des Eies schwankt bedeutend, bald ist sie rund, bald eiförmig, bald an dem einen Ende zugespitzter als an dem anderen. Beinahe immer aber sehen wir die der Gonophorwand zugekehrte Seite des Eies konvex gestaltet, die dem Spadix anliegende konkav (Fig. 1 und 5). Die Ursachen für dieses Variiren der Formen sind leicht erkennbar. Sie hängen davon ab, ob und wie viele andere Eier außerdem noch im Gonophor liegen. Findet sich nur ein Ei, so kann es den Raum allein ausfüllen, drängt die Gonophorenwand zur Seite und nimmt Kugelgestalt an. Liegen aber zwei bis drei Eier im Gonophor, so ist klar, dass die Eier in dem beschränkten Raume sich gegen einander pressen und in ihrer Entwicklung beeinflussen müssen. Ich komme auf diese Verhältnisse gelegentlich der Furchungsvorgänge noch zu sprechen. Die Größe des noch unreifen Eies nimmt im Gonophor um ein sehr Bedeutendes zu. Als Durchmesser der kleinsten Zellen fand ich 0,018, der größten 0,2 mm.

In der Mitte, manchmal jedoch auch etwas excentrisch liegt das wohl entwickelte Keimbläschen, dessen Größe gleichfalls je nach der Entwicklungsstufe recht verschieden ist: In den jüngsten Eiern ist sein Durchmesser ca. 0,009, in älteren 0,05 mm, es wächst also ebenfalls beträchtlich (Fig. 8, *1—5*). Das Keimbläschen ist stets von einer doppelt kontourirten Membran umgeben. Sehr jung zeigt es ein aus ziemlich dicken Strängen zusammengesetztes Fadenwerk, in dem sich deutlich Chromatinkörnchen nachweisen lassen. Mit dem Wachsthum des Eies wird das Chromatingerüst immer feiner, so dass das Keimbläschen bei schwachen Vergrößerungen fast homogen erscheint.

Bei sehr starken Systemen löst es sich in ein sehr engmaschiges Netzwerk mit Verdickungen in den Knotenpunkten auf.

Das Keimbläschen schließt den central gelegenen Nucleolus ein. Meist ist er rund, manchmal aber sah ich unregelmäßige Formen, vielleicht in Folge amöboider Bewegungen, wie sie ja beim Nucleolus schon von Bergh beobachtet wurden. Bemerkenswerth ist, dass bei *Gonothyraea* schon in noch sehr jungen Keimbläschen der Nucleolus in viele Theile zerfällt (Fig. 8, *2—4*). Immer drängte sich mir hierbei die Überzeugung auf, dass die Summe der entstehenden Nucleolen um ein Bedeutendes den Umfang des ursprünglichen einheitlichen Nucleolus überträfen. Es müsste dann eine Vermehrung der Nucleolarsubstanz bei der Entwicklung des Keimbläschens stattfinden. Möglicherweise wächst der Nucleolus durch Aufspeicherung der vom Chromatin des Keimbläschens verbrauchten Stoffwechselprodukte, um sie dann auf einem späteren Stadium, bei seiner Auflösung, dem Plasma zuzuführen. Regelmäßig finden sich im Nucleolus eine oder mehrere Vacuolen, oft sind sie so zahlreich, dass er ein schaumiges Aussehen annimmt. Veranlasst durch die neueren Arbeiten List's (25) und Malfatti's (27), welche in verschiedenen Thierklassen im Nucleolus zwei verschiedene Substanzen nachgewiesen hatten, habe ich ihre Färbungsmethoden auch bei *Gonothyraea* in Anwendung gebracht. Ich habe aber trotz Aufwendung reichlichen Materials und sorgfältigster Färbung nach Angabe der Autoren stets nur Bilder erzielen können, wie ich sie in Fig. 8 abgebildet habe. Nach List's Methode gab der Nucleolus eine typische Berliner-Blau-Reaktion, bestand also nach der Definition List's aus einem »Nebennucleolus« (Fig. 8, *7*), nach Malfatti färbte er sich mit Säurefuchsin, stellte somit »Paranuclein« dar. Dem entspricht auch, dass er sich bei meinen Doppelfärbungen mit Orange G färbte, doch nahm er hierbei einen etwas dunkleren Ton an, als ihn die sonstigen Zellelemente, die mit Orange färbbar sind, zeigen.

2. Reifung und Befruchtung.

Da nur die wichtigsten Phasen des Reifungs- und Befruchtungsvorganges an dieser Stelle behandelt werden sollten, konnte in die feinsten Details der Verhältnisse nicht eingegangen werden. — Während das Ei noch im Wachsen begriffen ist, rückt das Keimbläschen der Peripherie zu und wird von der Oberfläche nur durch eine schmale Schicht von Dotter geschieden. Ein weiterer Fortschritt der Reifung zeigt sich darin, dass die Membran des Keimbläschens faltig

und unregelmäßig wird und endlich ganz schwindet. Das Keimbläschen liegt jetzt ganz gegen die Oberfläche gepresst (Fig. 9). Die Nucleolen sind verschwunden. Von einem bestimmten Richtungskörperchenpol ist bei *Gonothyraea* nicht zu reden. Die Richtungsspindel kann sich an jeder beliebigen Stelle der Peripherie einstellen.

An einem mit der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylintinktion gefärbten Präparate (Fig. 9) gelang es mir, in einem Keimbläschen, das an der Peripherie lag und sich kurz vor Bildung der ersten Richtungsspindel befand, ein feines schwarz gefärbtes Korn nachzuweisen, von dem allseitig feine Strahlen ausgingen, die von einem Kreis kleiner, stärker färbbarer Körnchen begrenzt wurden. Ich hatte es mit dem weiblichen Centrosoma zu thun; ich habe in der Folge dieses Ovocentrum noch in mehreren Präparaten nachweisen können, ohne aber jemals eine Theilung desselben gesehen zu haben. Auffallend war es mir daher immerhin, dass ich die Richtungsspindel ohne Centrosomen und ohne jede Polstrahlung fand.

Die Spindel ist von tonnenförmiger Gestalt und zeigt die rundlichen Chromosomen in einer annähernd kreisförmigen Linie angeordnet, in Fig. 10 bemerkt man deutlich bei starken Systemen eine Theilung derselben. In Bezug auf die Richtungsspindel von *Gonothyraea* befinde ich mich im Gegensatz zu BERGH, der bei dem »Richtungsamphiaster« eine deutlich ausgesprochene Strahlung bemerkt haben will. Ein einfacher Blick auf seine Figuren aber belehrt uns, dass BERGH gar nicht die Richtungsspindel gesehen hat, sondern zweimal die erste Furchungsspindel abbildet. Man vergleiche nur die so zu sagen abgemessene Größenübereinstimmung beider Spindeln und weiterhin die viel zu tiefe Lage seiner angeblichen Richtungsspindel. Die Zahl der Chromosomen beträgt 8, welche Zahl sich genau in meinen Präparaten hat feststellen lassen. Es werden zwei Richtungskörperchen abgestoßen (Fig. 11), für gewöhnlich sind sie rundlich, können sich aber dadurch, dass sie sich den Eihüllen eng anpressen, unregelmäßig gestalten. Das erste Polkörperchen übertrifft das zweite etwas an Größe. Während die chromatischen Elemente in der zweiten Spindel sich zu den beiden Tochterplatten theilen, beginnen auch die Chromosomen des ersten Richtungskörperchens sich unregelmäßig zu spalten (Fig. 10). Ein ruhender Kern ist in den Polkörperchen nicht vorhanden, vielmehr liegen die einzelnen Chromosomen zerstreut im Plasma.

Der im Ei zurückgebliebene Chromatinrest wird zum Eikern (Fig. 12); er gestaltet sich zu einem kugeligen Bläschen und liegt

peripher. Die Entstehung dieses weiblichen Pronucleus geht unter Bildung einer achromatischen Kernmembran, eines achromatischen Gerüstwerkes und unter Auflösung der Chromosomen in Mikrosomen vor sich.

Normal erfolgt nach Ausstoßung des zweiten Richtungskörperchens das Eindringen des Spermatozoons; ein Befruchtungsgrübchen, wie es BRAUER bei *Hydra* nachgewiesen hat, habe ich nicht gesehen. Im Gegentheil scheint bei *Gonothyraea* das Spermatozoon im Stande zu sein an jeder beliebigen Stelle in das Ei eintreten zu können. Gegen die Angaben VAN BENEDEN's (6) und BOVERI's (9), bei *Ascaris megalocephala*, dass das Sperma erst nach Ausstoßung des zweiten Richtungskörperchens befähigt sei, einen Einfluss auf das Protoplasma des Eies (Strahlung) auszuüben und sein Chromatin zum männlichen Vorkern umzubilden, kann ich anführen, dass ich in Fig. 13 mehrere Spermatozoen in ein Ei habe eindringen sehen, dessen Keimbläschen nicht einmal völlig reif war, da es noch der Oberfläche ziemlich fern lag. Dennoch hat sich ein Spermatozoon bereits mit deutlich ausgeprägter Strahlung dem Ei angelagert. Der Spermakopf beginnt sich zu einem bläschenförmigen ruhenden männlichen Vorkern umzubilden.

Die Bildung des männlichen Pronucleus kann also unabhängig von dem Reifezustand des weiblichen Kernes erfolgen. Die hier mitgetheilte Beobachtung steht in völliger Übereinstimmung mit den neuerdings bekannt gewordenen Thatsachen, dass auch kernlose Bruchstücke von Eiern durch ein Spermatozoon befruchtet werden können, und dass an diesen Eifragmenten sich die Furchung und Keimblätterbildung abspielen.

Allerdings ist ja diese eben besprochene Polyspermie etwas Abnormales, dieses ändert jedoch an der Thatsache selbst nichts.

In einem anderen Falle bemerkte ich in einem Ei, das sich eben zur Richtungskörperchenbildung anschickte, mehrere kleine verwaschene Strahlungen, in deren Mitte man zuweilen noch das unveränderte Chromatinkorn, meist aber keine Spur mehr davon findet. Dasselbe haben auch TICHOMIROFF, und nach ihm BRAUER bei *Tubularia* beobachtet. Polysperme Eier scheinen bei *Gonothyraea* überhaupt nicht zu den Seltenheiten zu gehören. Wie aber ein Ei, das mehrere Spermatozoen aufgenommen hat, sich weiterhin verhält, ob die beiden Spermakerne sich mit je einer Hälfte des Eikernes verbinden, und wie in diesem Falle die Furchung verläuft, oder ob sich nur der eine mit dem Eikern vereinigt, was dann das Schicksal

des anderen ist, darüber habe ich keine Beobachtungen sammeln können.

Während der Ausstoßung der Richtungskörper ist der Spermakern noch ziemlich homogen, sehr klein und intensiv färbbar. Allmählich quillt er auf und gewinnt ein gekörntes Aussehen. Eine achromatische Membran wird sichtbar und in dem achromatischen Gerüst ist der vorher kompakte Chromatinkörper in acht Chromosomen gespalten. Nachdem dann der zweite Richtungskörper ausgestoßen ist, verlässt der Spermakern den Mittelpunkt des Eies und wandert mehr oder weniger weit nach der Peripherie, wobei er stetig wächst, um sich hier mit dem Eikern zu vereinigen. Dies geschieht dann durch einfache Nebeneinanderlagerung der beiden Vorkerne im ruhenden Kernstadium (Fig. 14). In jedem Kern bilden sich selbständig die weiblichen und männlichen Chromosomen. Eine einheitliche Fadenschleife, als Vorläufer des Auftretens der diskreten Chromosomen, konnte ich nicht beobachten. Vielmehr entstehen die einzelnen Chromosomen direkt im achromatischen Gerüst, indem die chromatischen Mikrosomen sich um acht Mittelpunkte ansammeln und die Chromosomen hervortreten lassen.

Eine derartige Bildung des Spermakerns im Centrum des Eies und weiterhin erfolgende Nebeneinanderlagerung des männlichen und weiblichen Pronucleus ist nach meinen Befunden nicht die einzige Möglichkeit die Befruchtung einzuleiten; ich habe vielmehr noch einen anderen Vereinigungsmodus der beiden Geschlechtskerne beobachten können. Fig. 15 zeigt nämlich, wie das väterliche Chromatin in Gestalt einer kompakten Kugel in den Eikern aufgenommen wird. Hier bildet sich der Spermakern also nicht erst zu einem ruhenden bläschenförmigen Vorkern neben dem Eikern aus, sondern erst in diesem treten die einzelnen chromatischen Elemente gesondert auf. Dieser Modus der Befruchtung erfolgt stets da, wo das Spermatozoon gleich nach seinem Eintritt ins Ei auf den weiblichen Pronucleus trifft. Dieselbe Art der Verschmelzung wurde zuerst von O. Hertwig bei *Strongylocentrotus lividus*, später von Boveri (9) bei *Echinus microtuberculatus* und *Tiara* beobachtet. Die Chromosomenzahl des Spermahaufens betrug übereinstimmend mit der weiblichen acht.

Während der eben genannten Vorgänge innerhalb des Ei- und Spermakerns ist auch eine Veränderung mit dem durch das Spermatozoon ins Ei eingeführten Centrosoma vor sich gegangen (Fig. 15). Nachdem es bereits einen Theil des in der Zelle enthaltenen Proto-

plasmas (Archoplasma Boveri's) bei der Wanderung auf den Eikern zu als körnige Kugel um sich zusammengezogen hat, beginnt es sich in der Nähe des Eikerns zu theilen. Das Archoplasma zerfällt gleichfalls in zwei Sphären. Wir haben das Bild meiner Fig. 16 vor uns. Die Aneinanderlagerung beider Geschlechtskerne hat stattgefunden; der Schnitt ist etwas schief gegangen, so dass der eine der beiden Kerne nur angeschnitten ist; in Wirklichkeit sind beide von gleicher Größe. Wir sehen in der Figur das eben getheilte Centrosoma eine deutliche Centralspindel noch zwischen sich führend. Jedes Centralkörperchen hat einen hellen Hof von »Archoplasma«. In meiner Fig. 17 habe ich das Centrosoma noch einheitlich dem Ei und Spermakern anliegend gefunden. Das Körperchen besteht aus einem Häufchen sehr kleiner Körner und ist von einem hellen Hof umgeben. Die Centrosomen rücken nach ihrer Theilung immer weiter aus einander, bis sie an die entgegengesetzten Pole des Furchungskernes gelangt sind, dann macht sich auch schon die Spindelbildung kenntlich, das Linin bildet Längsfäden und heftet sich an die Chromosomen an, sie zur Äquatorealplatte ordnend. Die Furchungsspindel zeigt eine herrlich ausgeprägte Astrosphäre; die Radien erreichen beinahe die Oberfläche des Eies; sie verlaufen jedoch nicht an allen Stellen vollkommen geradlinig, sondern zeigen hin und wieder Krümmungen, die durch zwischengelagerte Dotterschollen veranlasst werden (Fig. 18). Nach der Spaltung der Chromosomen rücken die Tochterplatten aus einander, und es beginnt die Rekonstruktion der beiden ersten Furchungskerne.

Ehe ich die Darstellung der Befruchtung beschließe, mache ich noch auf zwei interessante Erscheinungen aufmerksam, die mir unter meinen Präparaten aufgefallen sind. In dem ersten Falle Fig. 19, sehen wir, wie der Furchungskern im Begriff ist sich aus mindestens sechs Kernbläschen aufzubauen. Jedem muss eine Gruppe von Chromosomen entsprechen, die sich selbständig zu ruhenden Kernen umzubilden beginnt. Welche Bläschen männlich sind, welche weiblich, ist nicht zu unterscheiden. Wohl kaum ist anzunehmen, dass innerhalb eines der Bläschen männliche und weibliche Chromosomen neben einander enthalten sind. Den gleichen Vorgang der Rekonstruktion eines Kernes aus einzelnen Bläschen bildet Boveri gelegentlich der Bildung der beiden ersten Furchungskerne ab (Fig. 32, Zellen-Studien vierter Theil). Etwas Analoges zeigt weiterhin ein zweites Präparat (Fig. 20). Es handelt sich ebenfalls um einen Furchungskern, der aus zahlreichen einzelnen Kernbläschen im Entstehen begriffen

ist. Ich möchte das Bild als Charakteristikum für die Selbständigkeit der chromatischen Elemente in Anspruch nehmen. Denn es scheint mir, dass hier jedes einzelne Chromosom für sich in Umbildung zu einem einzigen ruhenden Kern begriffen ist. Erst später entsteht durch Zusammenfließen der zahlreichen Kernbläschen ein einheitlicher Furchungskern. Boveri schreibt hierüber Folgendes: »Wenn es ganz gleichgültig ist, ob das Kernmaterial einer Zelle in einem Kern vereinigt ist, oder vertheilt auf zwei oder mehrere Vacuolen, so folgt daraus, dass der gewöhnliche Kern weder morphologisch noch physiologisch eine Einheit ist, sondern so zu sagen nur ein gemeinsames Haus für eine Anzahl gleichwerthiger von einander unabhängiger Elemente, die ihre Funktion eben so gut getrennt auszuüben vermögen. Diese selbständigen Theile sind die Chromosomen. Jeder solche Körper ist für sich im Stande einen Kern zu erzeugen, und nur ein solcher aus einem einzigen Chromosom entstandener Kern ist eine (relative) Einheit. Derselbe besitzt alle Kernqualitäten eben so wie ein aus 2, 10, 20 Chromosomen entstandener Kern.« Als ein Beweis für die Richtigkeit obiger Theorie und als ein schöner Beleg dafür, dass sich um jedes Chromosom ein Kernbläschen zu bilden vermag, habe ich geglaubt das Präparat hier geben zu müssen.

3. Furchung und Entodermbildung.

Unregelmäßigkeiten im Verlaufe der Furchung sind häufig bei Cnidariern beobachtet worden, nach Metschnikoff (28) liegen bei *Oceania armata* die Blastomeren völlig ordnungslos, für viele Hydroidpolypen giebt derselbe Autor eine »quasireguläre Furchung« an. Das Ei der Meduse *Polyxenia leucostyla* furcht sich manchmal äqual, manchmal inäqual. Dasselbe kann ich für *Gonothyraea* anführen. Während sich die Eier ziemlich regelmäßig furchen, wenn nur eins oder höchstens zwei Eier sich in der Meduse befinden, kommt es bei einer größeren Eianzahl innerhalb der medusoiden Gonophoren zu oft recht unregelmäßigen Furchungserscheinungen, und es ist dann erforderlich, um nur einigermaßen den Furchungsverlauf zu verstehen, lückenlose Serien zu haben und Schritt für Schritt die Umrisse von Zellen und Kernen aufzuzeichnen, denn man erhält manchmal die merkwürdigsten Bilder, deren Deutung nur durch diese allerdings etwas umständliche Methode gelingt. Dass aber derartige sich unregelmäßig furchende Eier zu Grunde gingen, habe ich nicht beobachtet; im Gegentheil gewannen die Planulae, die innerhalb der

Meduse eine abnorme Lagerung und Gestalt zeigten, sobald sie freischwimmend sich zu bewegen begannen, ihre normale wurmartig langgestreckte Form, wie ich es zum öftern am lebenden Objekte habe verfolgen können. Es ist dies aller Beachtung werth, denn wir sehen, dass die Macht der Vererbung im Stande ist die Entwicklung über Unregelmäßigkeiten hinweg, die durch Druck und andere Zufälligkeiten hervorgerufen sind, doch zu einem normalen Abschluss zu führen. Erscheinungen, die wir künstlich im Kompressorium hervorrufen können und die hier zumeist zu monströsen nicht lebensfähigen Bildungen führen, sehen wir auch in der Natur vorkommen, aber im Verlauf der Entwicklung überwunden werden, so dass der Endzweck, die Fortpflanzung der Art, gewahrt bleibt.

a. Beobachtungen über den regelmäßig verlaufenden Furchungsprocess.

Wir haben das Ei bei der Bildung der beiden Furchungskerne verlassen. Wenn sich die Eier im Stadium des Tochterknäuels befinden, bildet sich an der einen Seite, dort wo die peripherisch gelegene Furchungsspindel sich befand, eine ziemlich breite Einschnürung. Ich habe es nicht für nöthig erachtet, hierüber Abbildungen zu geben, denn diese centripetale Art der Abfurchung wurde zuerst bei *Gonothyraea* durch Bergh (8) festgestellt, später ist sie dann noch bei vielen Hydroidpolypen nachgewiesen worden. Der eben genannte Autor giebt hierüber allein sechs Abbildungen, auf die ich hinweise. Die genannte Einbuchtung streckt sich dann weiter ins Ei hinein und wird zu einer schmalen Spalte, an ihrem Ende verbreitet sie sich zu einem großen birnförmigen Lumen. Gleichförmig schreitet dann die Furche bis zum andern Ende des Eies vor. Bergh erwähnt im Texte (aus seinen Figuren geht es nicht hervor), dass im letzten Momente auch die gegenüberliegende Seite sich einzubuchten beginne, um mit der vorher beschriebenen Furche zusammenzutreffen und so die Abschnürung der Furchungskugeln zu vollenden. Ich habe diese Einschnürung von der gegenüberliegenden Seite her nicht gesehen, hatte vielmehr stets den Eindruck einer gleichmäßig nach der einen Seite hin erfolgenden Durchschnürung. Hiermit sind die ersten beiden Blastomeren gebildet (Fig. 21, 24 *a*). Die ersten Furchungszellen zeigen ein Centrosoma und eine wohlausgebildete Strahlung, die sich ziemlich weit in die Dottermasse hineinerstreckt. Auf späteren Stadien macht sich die Sphäre nicht mehr in so reichem Maße geltend. Interessanter Weise bemerken

wir schon auf dem zweizelligen Stadium als die erste Andeutung der Furchungshöhle ein schmales Lumen zwischen den beiden Blastomeren. Noch während der ersten Durchschnürung der Dottermasse schreitet schon die Entwicklung der Kerne weiter fort; die Centrosomen theilen sich und rücken an gegenüberliegende Pole, die Kerne treten in das Knäuelstadium. Bald stellen sich die Spindeln ein, und wenn später die Tochterkerne gebildet sind, beginnt auch sehr bald von Neuem die Durchschnürung des Dotters zu vier Blastomeren.

Dabei wird an der Innenseite jeder der beiden ersten Furchungskugeln eine breite und flache Kluft gebildet, welche allmählich schmäler und tiefer wird und sehr schnell gegen die Außenseite vorschreitet. Wir sehen jetzt ein vierzelliges Stadium erreicht (Fig. 22 und 24 *b*). Die Furchungshöhle ist deutlich als schmaler Raum begrenzt. Im Gegensatz zu diesen ersten beiden meridional verlaufenden Furchen ist die dritte eine äquatoreale; es geht dies aus Fig. 23 hervor. Die vierte Blastomere liegt mehrere Schnitte entfernt, ist also hinter der Ebene des Papiers liegend zu denken. Die links liegende Blastomere hat sich bereits getheilt; die beiden andern zeigen Spindeln. Weiter verläuft der Furchungsprocess ziemlich regelmäßig und in der bekannten Weise (Fig. 24 *c*, *d*). Eine detaillirte Darstellung der späteren Furchungen wird daher überflüssig sein. — In einer kürzlich erschienenen Arbeit beschreibt Appellöf (2) bei *Urticina* »eine centrale Dottersubstanz, aufzufassen als eine Art Furchungshöhle, durch die festeren Bestandtheile des Eies begrenzt und durch Auseinanderweichen des letztgenannten im Centrum gebildet. Diese Furchungshöhle ist aber niemals leer gewesen, sondern schon von Anfang an mit der centralen Eisubstanz, welche während der Furchung ihren Platz nicht geändert hat, ausgefüllt«. Von einem solchen »Pseudoblastocöl«, das an die centrale Dottermasse der superficiell sich furchenden meroblastischen Eier mancher Crustaceen erinnert, ist bei *Gonothyraea* nichts vorhanden. Vielmehr ist die Furchungshöhle durch die Membran der einzelnen Blastomeren wohl begrenzt.

b. Beobachtungen über unregelmäßig verlaufende Furchungen.

Brauer beschreibt in seiner Arbeit über »*Tubularia mesembryanthemum*« einen Modus der Furchung, bei dem sich zuerst die Kerne vermehren, dagegen die Zelltheilung Anfangs unterbleibt. Auch bei *Gonothyraea* habe ich etwas Ähnliches beobachten können. In Fig. 25 sehen wir den Furchungskern in vier Theile zerfallen, ohne

dass das Ei sonst eine Abfurchung zeigt. Ein weiteres Stadium sehen wir dann in Fig. 26; hier finden wir die vier Kerne im Ei noch nahe bei einander liegend, die Furchung des Dotters aber hat an drei Stellen begonnen; auch hier lässt sich der scharfe dreieckige Ausschnitt am Ende der Furche deutlich nachweisen. Eine gleiche Art der Furchung beobachtete Wilson (35) bei *Renilla*. Hier trat zuerst eine Vermehrung der Kerne ein, und dann begann gleichzeitig auf der ganzen Peripherie des Eies die Abfurchung des Dotters; es bildeten sich so viel Zellen als Kerne im Ei vorhanden waren.

Während ich in Fig. 27 ein regelmäßiges Stadium von acht Zellen mit einer wohl ausgeprägten Furchungshöhle abgebildet habe, zeigt Fig. 28 ein solches mit einer nur schwach entwickelten Höhle. Es leitet dies Bild über zur Fig. 29, die uns ein aus ca. 24 Zellen bestehendes Ei zeigt. Von einer Furchungshöhle ist aber keine Spur vorhanden, im Gegentheil sehen wir das Innere mit Blastodermzellen, späteren Entodermzellen erfüllt. Eine scharfe Trennung dieser Stadien von denen der normalen Furchung ist wohl kaum gerechtfertigt, da man alle Übergänge von den einen zu den anderen wird auffinden können. Wenn man die mannigfachen die Furchung störenden Umstände berücksichtigt, hauptsächlich die wechselnde Zahl der Eier in der Meduse, so können auch die Verschiedenheit der Form und Größe der Zellen, die wechselnde Gestaltung der Furchungshöhle nicht mehr auffallend erscheinen.

c. Entodermbildung.

So wie der Furchungsprocess zeigt auch die Entodermbildung Mannigfaltigkeiten. Bei dem zuletzt erwähnten Furchungsvorgang sind Furchung und Entodermbildung nicht mehr als zwei getrennte auf einander folgende Vorgänge scharf aus einander zu halten. Will man jede Zelle, die nicht mehr bis zur Oberfläche reicht, schon als Entodermzelle betrachten, so tritt hier die Entodermbildung sehr früh ein. Denn schon auf dem Stadium von 24 Zellen (Fig. 29) finden sich eine Anzahl Elemente im Inneren gelegen, deren Derivate ausschließlich zu Entodermzellen werden.

Andererseits treten aber bei normalen Verhältnissen in der Regel die ersten Zellen viel später ins Innere, bei Stadien von ca. 64 oder noch mehr Zellen. Die Entodermbildung verläuft nach der Terminologie Metschnikoff's (28) multipolar. Die Kerne der meisten Zellen geben ihr Ruhestadium auf und bereiten sich zu neuer Theilung vor. Man trifft jetzt neben tangential gestellten Spindeln auch solche, die

radial oder schief gestellt sind, und ferner sind andere Zellen vorhanden, welche einen ruhenden Kern haben, und deren innerer in die Furchungshöhle gewandter Theil stark angeschwollen ist, so dass er über die benachbarten Zellen hinausragt. Auf etwas älteren Stadien theilen sich dann die Zellen; bei den mit radiären Spindeln tritt die eine Hälfte in die Furchungshöhle, die Zellen, die eben noch mit zugespitzter Basis bis zur Peripherie reichten, haben diese Verbindung aufgegeben und sind als ganze Zellen ins Innere gewandert, die mit schief und tangential gestellter Spindel endlich ersetzen die nach innen gewanderten Zellen und tragen zur Vergrößerung der Blastula bei. Die ins Innere eingewanderten Zellen sind die ersten Entodermelemente.

Der beschriebene Vorgang erfolgt gleichzeitig auf allen Seiten des Eies. Eine polare Differenzirung des Keimes ließ sich nicht feststellen und im Großen und Ganzen besitzen die Zellen an allen Stellen dieselbe Größe. In Folge fortgesetzter Einwanderung von Zellen und nachfolgender Theilung der Entodermelemente wird die Furchungshöhle allmählich ganz ausgefüllt.

Im Folgenden gebe ich mehrere Figuren, die sich auf die Entodermentwicklung beziehen. Sämmtliche Bilder stellen Durchschnitte durch den mittleren Theil des Eies dar, wodurch der Irrthum ausgeschlossen ist, dass die fraglichen Entodermzellen nur die inneren Enden von anderen oberflächlich liegenden Blastodermzellen sind. Das früheste Stadium habe ich in Fig. 30 abgebildet. Eine Zelle hat sich abgeschnürt und liegt im Innern, während andere Kerne sich zur Spindelbildung anschicken. In der Blastula der Fig. 31 sehen wir schon mehrere Zellen im Innern liegen, auch treffen wir mehrere radiale und schief gestellte Spindeln an. Andere Schief- und Quertheilungen habe ich in den Fig. 32 *b*, *c*, *e* abgebildet, um die verschiedenen Modi der Entodermzellbildung zur Anschauung zu bringen. Zellen, die in Einwanderung begriffen sind, worauf die starke Vorwölbung derselben in die Furchungshöhle und die schmale Basis hindeuten, zeigen die Fig. 32 *a*, *c*, *e*. Fortgeschrittenere Stadien der Entodermbildung sieht man in Fig. 33 und 34. Meine Beobachtungen dürften hiermit den zweifellosen Nachweis geliefert haben, dass die Entodermbildung auch bei *Gonothyraea* multipolar verläuft.

Gelegentlich meiner Untersuchungen über die Entstehung des inneren Keimblattes habe ich eine große, nur mit schmaler Basis der Oberfläche anhaftende Blastodermzelle gefunden, deren Kern sich im Stadium der Theilung befand, und zwar handelte es sich um eine soge-

nannte »tripolare Spindel« (Fig. 35). Sie hatte drei Centrosomen, jedes dieser Körperchen steht mittels Spindelfasern mit den chromatischen Elementen in Verbindung, so dass drei Tochterkerne entstehen können. Zu erklären ist die Spindel wahrscheinlich durch eine abnorme Viertheilung der Centrosomen, vielleicht in der Weise, dass sich nur eins der beiden eben entstandenen Tochtercentrosomen von Neuem theilt und neben dem anderen ungetheilten Centrosom einen Einfluss auf das Plasma und Chromatin des Kernes ausübt. So weit ich die Litteratur über derartige Spindeln kenne, waren sie schon längere Zeit in der Pathologie bekannt und ARNOLD (3) hat sie in den sich rasch vermehrenden Zellen von Geschwülsten beobachtet. STRASBURGER (31), der dieselbe Spindel, wie ich in dem Wandbelag des Embryosacks von *Reseda odorata* fand, schreibt hierüber Folgendes: »Es war überhaupt das erste Mal, dass mir derartige Bildungen begegneten, ich hätte deren Existenz kaum für möglich gehalten. Der gewöhnlichen, doch mehr oder weniger im Äquator gebrochenen Kernspindel war in mittlerer Länge eine dritte Spindelhälfte angesetzt und die drei Spitzen nun so gerichtet, dass sie mit drei Strahlen des umgebenden Plasmas zusammenfielen, somit gegen die benachbarten Zellkerne gerichtet waren. Die Kernplattenelemente erschienen in der Mitte solcher Figuren angesammelt, doch ohne bestimmte Ordnung. Es schien hier somit die Möglichkeit einer gleichzeitigen Dreitheilung des Zellkernes gegeben. Solche Kernspindeln sind mir auch noch im Embryosack von *Ornithogalum* und *Leucoium* und zwar in sehr regelmäßiger Ausbildung begegnet.«

4. Die weitere Entwicklung des Embryos.

Durch die im vorigen Kapitel geschilderte Entodermbildung wird füglich ein solider mehrschichtiger Keim geschaffen. Dieses Stadium (Fig. 36) wurde früher irrthümlich als Morula bezeichnet, es stellt aber nicht, wie diese Bezeichnung andeutet, das Ende der Furchung sondern der Keimblätterbildung dar. Da noch keine Stützlamelle vorhanden ist, hebt sich das äußere Keimblatt vom innern nur wenig ab. Die Beschaffenheit der Zellen ist zunächst noch in beiden Blättern die gleiche. In der Mitte jeder Zelle liegt der Kern; er wird von einer Menge großer und kleiner Dotterkügelchen umgeben.

Während bis zu diesem Stadium die Zellvermehrung sowohl im Inneren wie auch an der Oberfläche des Embryos in gleich reger Weise vor sich geht, werden jetzt Spindeln und andere Kerntheilungs-

figuren im Inneren seltener, aber es unterbleibt die Bildung neuer Zellen entsprechend der Größenzunahme des Embryos nicht ganz.

Im äußeren Blatt hingegen findet noch eine regere Kernvermehrung statt. Bereits gegen Ende der Entodermbildung stellt sich uns das Ektoderm nicht mehr als durchweg einschichtig dar, sondern wir finden Zellen, die zwar noch zwischen den epithelialen Zellen liegen, die selbst aber die Oberfläche nicht mehr erreichen und auf den inneren Theil der Epithelschicht beschränkt sind (interstitielle Zellen). Fig. 37 zeigt eine Spindel an der Peripherie einer Ektodermzelle, so dass demnach nicht nur die interstitiellen Zellen, sondern auch die gewöhnlichen Ektodermzellen zur Zelltheilung befähigt sind. Jetzt wird auch die Stützlamelle deutlicher sichtbar, und eine scharfe Abgrenzung beider Keimblätter ist erfolgt. Die meisten Ektodermzellen haben gleichzeitig cylindrische Form angenommen und schließen sich eng an einander an (Fig. 38). Ihre Kerne sind gegenüber den Entodermkernen in Folge der zahlreichen Theilungen etwas kleiner geworden und liegen peripher. — Die interstitiellen Zellen führen auf ihren ersten Embryonalstadien noch reichlich Dotterschollen, bald aber werden diese verbraucht, und die Zellen zeigen sich erfüllt mit homogenem Plasma. Ihre Form ist pyramidenförmig oder unregelmäßig polyedrisch; sie liegen ohne bestimmte Ordnung in der Tiefe des Blattes.

Auf dem folgenden Stadium ist der Embryo aus der kugelförmigen in eine mehr ovale Gestalt übergegangen. Wir können einen spitzeren Pol unterscheiden, der der späteren Anheftungsstelle gegenüberliegt und einen stumpferen, ausgezeichnet durch ein hohes Cylinderepithel; es ist der Pol, mit dem sich später die Larve festsetzt. Die Größe der Planula variirte zwischen folgenden Grenzen: 0,18—0,27 mm. Nachdem eine deutliche Sonderung der beiden Keimblätter erfolgt ist, specialisiren sich die Zellen im äußeren und inneren Blatt immer auffallender und reicher. Die schmalen, cylindrischen mit einem runden, oder auch länglichen Kern versehenen Ektodermzellen resorbiren ihren Dotter zum größten Theil; und zwar geht diese Resorption nicht gleichmäßig in allen Zellen vor sich, vielmehr schreitet der stumpfere Pol in der Entwicklung weit voraus. Hier ist keine Spur von Dotterschollen oder Dotterresten mehr vorhanden, während man immer reichlichere Dottermengen antrifft, je mehr man sich dem anderen, spitzeren Pole nähert (Fig. 39). Jede dieser langgestreckten Ektodermzellen trägt auf ihrer etwas bogenförmigen

Endfläche eine lange Geißel. — Von Drüsenzellen kann ich zwei verschiedene Formen erwähnen: Erstens becherförmige, zweitens eigenartig langgestreckte, bald sehr schmale, bald an der Peripherie etwas verbreiterte Elemente.

Die becherförmigen Drüsen sind gleichmäßig über die ganze Planula verbreitet (Fig. 39). Sie zeigen im Inneren ein Netzwerk von feinkörnigem Protoplasma und eine glasartig durchscheinende Substanz. Sie liefern den Schleim, der bei der freischwimmenden Form die Oberfläche überzieht. Sie erschweren eine Konservirung der Planula bedeutend, da in Folge des zähen klebrigen Schleimes die Thiere überall anhaften und in Folge dessen leicht zerrissen werden. Auf Schnitten erscheinen die Schleimdrüsen als hellere Räume zwischen den dunkleren, stäbchenartigen Geißelzellen.

Die zweite Art der ektodermalen Drüsenzellen zeigt eine langgestreckte, schmale, mit breiter Basis die Oberfläche erreichende Form (Fig. 39). Sie sind mit einem körnigen Sekret erfüllt und finden sich nur an dem vorderen, stumpferen Pole. Sie stehen in Beziehung zur Festheftung der Larve. Derartige Drüsenzellen wurden schon von Hamann (17) und Claus (14), neuerdings von Brauer (11) beobachtet. Goette (16) beschreibt derartige Zellen bei »*Comatula mediterranea*« in folgender Weise: »Zu einer gewissen Zeit treten in der sonst noch unveränderten Oberhaut zwischen ihren Cylinderzellen keulenförmige, tief gelb gefärbte, kernhaltige Zellen auf, deren dickeres Ende nach außen gekehrt ist und nicht nur die Oberfläche erreicht, sondern bisweilen aus ihr hervortritt. Ich enthalte mich jeder Vermuthung über die Bedeutung dieser Zellen.« Seeliger (30), der diese Zellen ebenfalls bei Crinoideenlarven gefunden hat, sagt: »Namentlich nach Konservirung in Alkohol und bei Hämatoxylinfärbung treten diese Gebilde intensiv hervor und man kann sich dann leicht überzeugen, dass es nicht die ganze Ektodermzelle ist, welche sich durch besondere Färbbarkeit auszeichnet, sondern dass es sich um sehr verschieden geformte Einschlüsse in den Zellen handelt. Sie liegen in verschiedener Höhe, bald dem Kern nahe im inneren Zellende, bald ganz an der Außenseite und erscheinen zum Theil bereits aus der Zelle ausgetreten. Ihre Größe ist verschieden, manchmal sind sie so ansehnlich, dass sie den größeren Theil des Zellleibes erfüllen. Ich betrachte diese Einschlüsse als Produkte der Zellen, in welchen sie liegen, und diese als Drüsenzellen der Haut, ohne allerdings die Bedeutung und den Nutzen des Sekretes angeben zu können.«

Die interstitiellen Zellen des Ektoderm werden theils zu Nesselzellen, die die Nesselkapseln erzeugen und sich zwischen den Epithelzellen emporschieben, theils behalten sie ihr ursprüngliches Aussehen noch bei oder werden zu Ganglien- oder Eizellen. Was die Nesselkapseln anbetrifft, so habe ich beobachtet, dass diese im Allgemeinen nur in beschränkter Zahl im Ektoderm auftreten (Fig. 39, 40*c*). Einige Präparate aber waren so zu sagen übersät mit ihnen und nicht nur im Ektoderm, sondern auch im Entoderm waren sie reichlich zu finden (Fig. 41). Interstitielle Zellen können bei Cölenteraten zu jeder Zeit und in jeder Entwicklungsstufe des Thieres Nesselkapseln entwickeln, darüber herrscht kein Zweifel, dass aber im jungen Embryo jede Zelle, sowohl die dotterreichen Ekto- wie Entodermzellen gleicherweise Nesselkapseln erzeugen können, zeigt Fig. 41. Die Zellelemente sind eben auf diesen frühen Stadien noch völlig indifferenter Natur, und es bedarf nur eines uns unbekannten Movens, um Nesselkapseln in überreichem Maße hervorzubringen.

Im Entoderm beginnt gleicherweise wie im Ektoderm die Resorption des Dotters am vorderen Pol und hier sind die Zellen bereits dotterfrei, während sie nach unten zu noch prall mit Dotter erfüllt sind. Die Anordnung zu einem einschichtigen Epithel beginnt somit am vorderen Pol. Hier sehen wir bereits auf weite Strecken ein typisches Epithel vor uns, während am hinteren Pol die Zellen noch regellos in einander gekeilt sind und eine solide Masse bilden. Was die erste Entstehung der Gastralhöhle betrifft, so glaubte ich Anfangs, veranlasst durch Kernreste, die ich im Inneren des Embryos fand, sie ginge durch Verflüssigung der im Inneren gelegenen Entodermzellen vor sich, wie dies auch Brauer (11) für *Tubularia* angiebt. Da ich aber auch noch auf diesem Stadium Kerntheilungen beobachtet habe, und die Kerne dichter angehäuft und eingekeilt in den peripheren Theilen des Embryos lagen, nehme ich an, dass die Bildung der Gastralhöhle hauptsächlich durch Auseinanderweichen und durch Lageverschiebung der central gelegenen Zellen zwischen die peripher gelegenen stattfindet. Erst in zweiter Linie kommt die Auflösung kleinerer central gelegener Entodermelemente in Betracht. Die Gastralhöhle ist mit einer eiweißhaltigen Flüssigkeit, die zum Theil aus den Umwandlungsprodukten des Zellplasmas herrührt, erfüllt.

Die Entodermzellen des vorderen Pols erscheinen bedeutend breiter und heller als die Ektodermzellen. Sie sitzen der Stützlamelle mit breiter Basis auf und springen an ihrem freien, inneren Ende in die Gastralhöhle vor. Sie sind mit hellem Plasma erfüllt und zeigen

gewöhnlich einen wandständigen Kern. Auch basale, interstitielle Zellen sind vorhanden; dass diese sich aber zu Nesselzellen umgestalten, habe ich nicht beobachtet, vielmehr sah ich das Entoderm der Planula, abgesehen von dem schon beschriebenen abnormen Entwicklungsvorgang in Fig. 41 stets frei von diesen Bildungen. Das Entoderm des hinteren Poles zeigt auf diesem Stadium, wie erwähnt, noch sein embryonales dotterreiches Aussehen.

Die zum Ausschlüpfen reife Planula bewegt sich bereits in der Meduse, indem sie sich langsam um ihre Längsachse dreht. Dann gleitet sie plötzlich durch den geöffneten Glockenmund der Meduse hinaus, wobei sie eine verlängerte Gestalt annimmt. Durchschnittlich hat sie jetzt eine Länge von 0,25—0,3 mm. Mittels Schwingungen ihrer Geißeln schwimmt sie, den stumpferen Pol nach vorn gerichtet, in gleichmäßiger Weise durch das Wasser, dabei dreht sie sich beständig um ihre Achse; bald liegt sie horizontal, bald steht sie senkrecht aufgerichtet, wobei auch die Form des Körpers veränderlich st, bald eiförmig, bald mehr verlängert, bald verkürzt und birnförmig; ihre Farbe ist weiß und unter dem Mikroskop ziemlich undurchsichtig (Fig. 42).

Einen Längsschnitt durch eine Planula, die sich eine Zeit lang freischwimmend bewegt hat, gebe ich in Fig. 43. Die Differenzirung ist weiter fortgeschritten, aber der hintere Pol zeichnet sich noch immer durch die reiche Dottermenge in beiden Keimblättern aus. Im Ektoderm habe ich neben den schon erwähnten histologischen Elementen nunmehr auch solche nervöser Art auffinden können. Besonders an dem beim Schwimmen nach vorn gerichteten Pol habe ich vereinzelt Ganglienzellen und Sinneszellen bemerkt (Fig. 43 *a*).

Die Sinneszellen sind äußerst fein, fast fadenförmig. Ihre Kerne liegen meist dem einen Zellende näher. Da in ihrer Umgebung sich das Protoplasma immer stärker ansammelt, zeigt die Sinneszelle im unteren Theile eine spindelförmige Verdickung und sendet einen langen Fortsatz an die Peripherie aus. Das innere Ende ist ebenfalls fadenförmig und lässt sich mit einer Biegung eine Strecke weit die Stützlamelle entlang verfolgen. Eine direkte Verbindung mit Ganglienzellen nachzuweisen, gelang mir nicht. Über die Oberfläche hinaus glaubte ich einige Male ein Tasthaar ragen zu sehen. In der vorliegenden Figur war ein solches nicht mehr nachzuweisen, vielleicht war es in Folge der Konservirung, da es sich um ein äußerst zartes Gebilde handelt, verloren gegangen. Das Protoplasma der Sinneszelle ist leicht färbbar. Der Kern ist im Allgemeinen etwas

kleiner als der der gewöhnlichen Ektodermzellen. Die Ganglienzellen liegen entsprechend ihrer Entstehung aus interstitiellen Zellen in der Tiefe des Ektoderms. Der Körper liegt der Stützlamelle auf und schiebt mehrere Fortsätze die Stützlamelle entlang. Da ich diese Elemente nur auf Schnitten beobachtet habe, konnte ich die Protoplasmafortsätze nicht in ihrer ganzen Länge verfolgen, auch war es mir unmöglich festzustellen, ob es sich um tri- oder multipolare Zellen handelte. Das Protoplasma zeigt sich stark färbbar, oft glaubte ich feine Körnchen in ihm wahrzunehmen; es birgt einen kugeligen Kern und ein auffallend großes Kernkörperchen. Die Zelle gewinnt hierdurch gewisse Ähnlichkeit mit den Keimbläschen junger Eier, eine Übereinstimmung, die sich im ganzen Thierreich wiederholt und schon öfters beobachtet worden ist.

Die Zellen des Entoderms der freischwimmenden Larve zeigen sich als hohe säulenförmige Elemente. Sie sind mit hellem Plasma erfüllt und zeigen einen Kern, der den der Ektodermzellen etwas an Größe übertrifft. Während die Zellen des oberen Poles beinahe dotterfrei sind, finden wir, je mehr wir uns dem unteren Pol nähern, um so größere Dottermengen noch in den Zellen vor. Interstitielle Zellen finden sich ebenfalls im ganzen Entoderm, jedoch keine Nessel- oder Drüsenzellen.

Nach einer länger oder kürzer währenden freischwimmenden Lebensweise (6—12 Stunden) setzt sich die Planula an einem Fremdkörper, einem Tangblatt oder Grashalm etc. fest. Lovén (26) beschrieb zuerst eine besondere Art der Festheftung bei *Campanularia geniculata*, einer Hydrozoe, die mit *Gonothyraea loveni* identisch zu sein scheint. Später ist dieselbe Art der Metamorphose der Planula zum Polypen bei *Clytia flavidula* von Metschnikoff (28) beschrieben worden. Die noch mit thätigen Geißelhaaren versehene Larve befestigt sich mit ihrem vorderen Körperpole vermittels der schon beschriebenen Drüsenzellen. Der vordere Larventheil flacht sich dabei zu einer fast kreisähnlichen Festheftungsscheibe ab. Bald folgt der freie ursprünglich hintere Larvenabschnitt nach und in kurzer Zeit ist von der langgestreckten Planula nur noch eine flache Scheibe, in deren Mitte sich eine buckelförmige Erhebung befindet, übrig (Fig. 44). Das Centrum der oberen Fläche zeichnet sich durch stärkere Undurchsichtigkeit gegenüber der Randzone aus. Wenige Stunden später erhebt sich im Centrum der Scheibe ein zapfenförmiger Fortsatz (Fig. 46, 47), der uns die Anlage des ersten Stammhydranthen mit seinem Stiel darstellt. Inzwischen differenzirt sich auch die scheiben-

förmige Anlage der Hydrorhiza derart, dass sie eine mehrlappige runde Platte darstellt (Fig. 49). Die Anzahl der Lappen ist nicht konstant, es können vier bis sechs sein, gewöhnlich aber sind es deren fünf. Hat der Hydrocaulus eine Länge von ca. 5—6 mm erreicht, so hat sich an seiner Spitze bereits das erste Hydranthenköpfchen mit Proboscis und Tentakeln entwickelt (Fig. 52).

a. Periderm.

Unmittelbar nach der Festheftung der Larve sondert sich eine Anfangs nur zarte, bald aber dicker werdende Cuticularschicht als Periderm ab. Die feineren Strukturverhältnisse des Periderms werden am besten aus dünnen Querschnitten ersichtlich. Sie zeigen uns, dass das Periderm aus einer zarten, strukturlosen Substanz besteht, die frei von Fremdkörpern ist. Seine Farbe ist gelblich weiß. Die Dicke betrug gleichförmig am Stiel 1—2 μ, nur an der Basis der Fußscheibe war es etwas dicker und fand ich hier eine Stärke bis zu 4 μ vor. Die Art der Festheftung des Periderms an die Unterlage ist eine rein mechanische; sie wächst gewissermaßen in jede Unebenheit und Falte dieser ein und bildet mit ihr ein einheitliches Ganze.

b. Ektoderm.

Während die Festheftung und Neubildung der Larve sich in der oben beschriebenen Art und Weise vollziehen, treten im Ektoderm wesentliche histologische Umänderungen auf. Sie betreffen in erster Linie den ursprünglich vorderen Pol der Larve, an welchem die Festheftung erfolgt war. Es erklärt sich naturgemäß aus den veränderten Lebensbedingungen dieser Region, dass eine weitgehende Rückbildung verschiedener histologischer Elemente eintreten muss: Erstens sind die Geißelhaare, die mit Festheftung der Planula überflüssig geworden waren, verschwunden, desgleichen sind die beiden Arten der erwähnten ektodermalen Drüsenzellen nirgends mehr aufzufinden. Sie haben ihre Funktion erfüllt und werden rückgebildet. Nesselzellen fand ich an der Fußscheibe nur in beschränkter Zahl. Auch die nervösen Elemente, wie Sinneszellen und Ganglienzellen, die ich an der freischwimmenden Planula beschrieben habe, fand ich an dem scheibenförmigen Stadium der Fig. 47 nicht mehr vor. Das ursprüngliche hohe Sinnesepithel hat sich an diesem Pol weitgehend differenzirt. Wir finden jetzt schmale, spindelförmig gestaltete Zellen; diese haben sich derart gegen einander verschoben, dass eine mehrschichtige

Ektodermschicht vorgetäuscht wird, in Wirklichkeit aber liegt auch hier ein im Wesentlichen einschichtiges Ektoderm vor, da die Mehrzahl der Zellen durch die ganze Schicht hindurchreicht.

Im oberen freien Theil der festgesetzten Larve finden sich im Wesentlichen die gleichen histologischen Elemente wie in der Planula. Nur darin dokumentirt sich die histologische Weiterentwicklung, dass die embryonalen Dotterkörper, die allerdings sich auf dem freischwimmenden Stadium auch nicht mehr reichlich nachweisen ließen, jetzt von den Ektodermzellen vollkommen resorbirt sind. Ein besonderes Interesse beansprucht die centrale, buckelförmige Erhebung der freien Scheibenfläche, die, wie Eingangs dieses Abschnittes dargethan wurde, den ersten Hydranthen durch Sprossung aus sich hervorgehen lässt und daher als Wachsthumszone zu gelten hat. Diese Region ist in besonders reger Kern- und Zellvermehrung begriffen. In Folge dieser intensiven Proliferation zeigt sich eben der Dotter, der noch in der letzten Periode vorhanden war, bald verbraucht. Das Plasma dieser schmalen, spindelförmigen Zellen ist von feinkörniger Beschaffenheit und starker Färbbarkeit, wie es in Zellelementen zu erwarten ist, die noch ihren indifferenten embryonalen Charakter besitzen. Nachdem ich im Obigen die Histogenese des scheibenförmigen Embryos gewürdigt habe, bleibt mir noch übrig auf eine neue Zellbildung hinzuweisen, nämlich auf die wandernden Urgeschlechtszellen, die uns auf diesem Stadium zum ersten Male entgegentreten (Fig. 46, 47, 48, 51). Sie verrathen deutlich ihre Entstehung aus interstitiellen Zellen, zeichnen sich aber schon durch einen großen, stark färbbaren Kern und ihre amöbenartige Form aus. Interessanterweise konnte ich schon auf diesen frühen Stadien einige Male ein Durchwandern der Urgeschlechtszellen aus dem Ektoderm ins Entoderm beobachten; einige Zellen lagen bereits völlig im Entoderm (Fig. 48 *b*).

Einen weiteren Fortschritt in der Entwicklung des äußeren Blattes zeigen die Fig. 49 und 51. Während hier die histologischen Verhältnisse der Fußscheibe und der unteren Hälfte des Sprosses keine Besonderheiten zeigen, und somit eine detaillirte Besprechung nur zu Wiederholungen führen würde, müssen wir die obere Hälfte des Sprosses, die Wachsthumszone, besonders behandeln. Sämmtliche Zellen dieser Zone zeichnen sich durch reichen Plasmagehalt aus, es giebt sich dies durch eine intensive Färbbarkeit der Zellen zu erkennen. Am oberen Ende (Fig. 51 *a*) finden wir schmale spindelförmige Zellen, die in lebhafter Theilung begriffen sind. Verschiedene Kerntheilungsstadien habe ich abgebildet. Die Spindeln zeigen keine

bestimmte Richtung, sondern können sich beliebig einstellen. Die Kerne zeichnen sich in Folge fortgesetzter Theilungen durch große Kleinheit aus. Auch Nesselzellen fand ich hier vor. Überhaupt macht das obere Ende des Sprosses einen ähnlichen Eindruck wie die frei fortwachsenden Knospungsregionen der älteren Polypenstöcke. Noch auffallender vielleicht ist die Übereinstimmung mit den in Regeneration eines Hydranthen begriffenen Stielen der Hydroiden.

Sobald der obere Sprosstheil die Gestalt eines Polypen erlangt hat, ist die Differenzirung der auf dem zuletzt beschriebenen Stadium noch indifferenten Ektodermzellen vollendet. Im ganzen Bereich des Magenraumes, der Proboscis, und der Tentakel finden wir dasselbe flache Deckepithel mit spärlich eingelagerten interstitiellen Zellen. Verschiedentlich fand ich interstitiell gelegene Zellen, die durch lange der Stützlamelle aufliegende Fortsätze ausgezeichnet waren; ihr Kern war kleiner als der der indifferenten interstitiellen Zellen (Fig. 53); ich sehe diese Elemente als Ganglienzellen an, da ich sie nur auf Schnitten gesehen habe, kann ich über die Zahl der Fortsätze keine genauen Angaben machen; denn immerhin können außer den beiden der Stützlamelle aufliegenden Fortsätzen noch weitere, die sich nach einer anderen Richtung hin erstrecken, vorhanden sein. Am Hypostom vermochte ich keine Nesselkapseln nachzuweisen. Nur an den oberen zwei Drittel der Tentakel fand ich solche in großer Zahl (Fig. 53'). — Im Stiel bleiben auch jetzt noch zwei Partien zu unterscheiden: Eine untere, die ihren definitiven epithelialen Charakter erlangt hat und die sich so darstellt, wie wir stets das Cönosark an alten ausgebildeten Stellen des Stockes zu finden pflegen, und eine obere Partie, die noch ihren embryonalen Charakter bewahrt hat; von hier geht denn auch das weitere Wachsthum und die Knospung des ersten Seitenhydranthen aus.

c. Entoderm.

Im Entoderm sehen wir im Gegensatz zum Ektoderm im Wesentlichen eine größere Einförmigkeit der zelligen Elemente. Unmittelbar nach der Festheftung (Fig. 47) sehen wir an der Fußscheibe ein mäßig hohes, einschichtiges Epithel von kubischer Gestalt mit eingelagerten interstitiellen Zellen. Einige Dotterelemente lassen sich auch hier noch nachweisen; jedoch sind sie im Vergleich mit dem Stadium der freischwimmenden Larve spärlicher geworden. Im oberen Theil, nach der Wachsthumszone zu, wird das Entoderm allmählich höher, die Zellen werden dotterreicher, um im Centrum

dieser Zone, sowie auf embryonalen Stadien, durch großen Dotterreichthum aufzufallen. Bemerkenswerth ist der Gegensatz zum Ektoderm, wo in dieser Region der gesammte Dotter bereits verbraucht ist. In eben dieser Zone sind noch die zahlreichen, mit erheblichen Mengen feinkörnigen Plasmas erfüllten interstitiellen Zellen zu beachten.

Auf den folgenden Entwicklungsstadien zeigt das Entoderm der Fußscheibe, abgesehen davon, dass der Dotter allmählich völlig resorbirt wird, keine Verschiedenheiten von dem eben beschriebenen Stadium mehr. In der Oberflächenansicht sehen wir polygonale Zellen, dazwischen liegen eingekeilt die mehr dreieckigen interstitiellen Zellen. Um den Kern findet sich eine Ansammlung feinkörnigen Plasmas, von dem aus sich feine Fäden nach allen Seiten der Zelle bis zur Zellmembran erstrecken. Im Spross sehen wir im unteren Theil dieselben kubischen Zellformen, wie auf dem vorigen Stadium; an der Spitze, der Wachsthumszone (Fig. 51 *a*), bleiben die hohen embryonalen Zellen bestehen, auch der Dotter ist immer noch nicht ganz verbraucht. Somit zeigt diese Region eine völlige Übereinstimmung mit der Wachsthumszone des vorigen Stadiums.

Ist der Hydranth entwickelt, so hat auch das Entoderm die definitive Differenzirung erfahren. Weitaus die meisten Entodermzellen im Gastralraum und der Proboscis stellen hohe Prismen dar; die Kerne liegen fast ausschließlich an den inneren, der Stützlamelle zugekehrten Zellenden. Erfüllt sind die Zellen mit homogenem Plasma. Zahlreiche interstitielle Zellen finden sich in diesen Regionen. In der Proboscis vermochte ich zweierlei Drüsenzellen nachzuweisen: Erstens schmale, mit einem körnigen Sekret erfüllte, die mit etwas verbreiterter Basis der Stützlamelle aufsaßen und zweitens Becherzellen, welche gleichwie bei anderen Hydroiden eine Art Schleim abzusondern haben, dessen physiologische Bedeutung vielleicht dem Speichel ähnlich sein dürfte. Ich habe sie in meiner Fig. 53 und 54 direkt als Speichelzellen bezeichnet. Es erscheint mir nicht unwichtig, an dieser Stelle auf den bemerkenswerthen Unterschied der beiden primären Keimblätter hinzuweisen, der zwischen diesem Stadium und dem jüngeren der freischwimmenden Planula besteht. Auf beiden Stadien finden sich drüsige Zellen. Während aber bei der Planula die sekretorischen Elemente im Ektoderm liegen, und besonders bei der Festheftung in Thätigkeit treten, finden wir auf dem eben beschriebenen Stadium des ersten Stammpolypen in diesem Blatt keine Spur drüsig differenzirter Zellen mehr, dafür sahen wir aber solche im Entoderm auftreten.

An der Proboscis fallen bereits auf diesen jungen Stadien Längswülste, gewöhnlich in der Vierzahl angelegt, auf. Es sind dies jedoch keine echten Falten mit Betheiligung der Stützlamelle, sondern regelmäßig verlängerte und verkürzte Zellen bringen diese Längswülste hervor. Das Entoderm der Tentakel besteht aus einer Reihe großer, blasiger Achsenzellen. Um den Kern findet sich eine Ansammlung des feinkörnigen Plasmas, während der übrige Zellkörper von einzelnen verzweigten Plasmafäden durchsetzt wird, die bis zur Zellmembran reichen. Im Wesentlichen zeigt also schon dieser jugendliche Stammpolyp alle histologischen Eigenthümlichkeiten voll entwickelt, die wir bei alten Stöcken anzutreffen pflegen.

Zusammenfassung der Resultate.

Die wandernden Urgeschlechtszellen lassen sich bei *Gonothyraea* bereits sehr früh, bald nach der Festsetzung der Planula nachweisen. Sie entstehen aus den interstitiellen Zellen des Ektoderms, treten bald ins Entoderm des jungen Stieles und Hydranthen über und wandern später dem ektodermalen Glockenkern zu. In älteren Stöcken erfolgt dieser Process der Neubildung in den unterhalb eines Gonangiums gelegenen Stieltheilen und der Wanderung von Urgeschlechtszellen fortwährend.

Die Form und Lage des Eies im Gonophor ist recht verschieden; während seiner Entwicklung zeigt der Keim keine bestimmte Orientirung. Die Reifungserscheinungen gehen in der bekannten regelmäßigen Weise durch Ausstoßung zweier Richtungskörperchen vor sich. Die Befruchtung kann auf zweierlei Art erfolgen: erstens durch einfache Aneinanderlagerung des männlichen und weiblichen Vorkerns; zweitens durch Eindringen des kompakten männlichen Chromatinkörpers in den weiblichen Pronucleus. Die Furchung zeigt beträchtliche Mannigfaltigkeiten. Es lassen sich zwei Typen unterscheiden, die aber durch eine kontinuirliche Reihe von Zwischenformen mit einander verbunden sind und daher nur die extremen Endglieder einer Reihe darstellen. Auf ein zwei, vier, achtzelliges Stadium folgt in dem einen Fall als letztes Furchungsstadium das der vielzelligen Coeloblastula; die Entodermbildung geht dann durch multipolare Einwanderung der Blastodermzellen vor sich. Beim zweiten Typus sind schon auf einem ca. 24 zelligen Stadium Blastodermzellen im Inneren gelegen, daher ist hier Furchung und Entodermbildung nicht scharf aus einander zu halten.

Die Furchungshöhle wird daher stets früher oder später durch Entodermzellen verdrängt, und es bildet sich ein mehrschichtiger solider Keim, früher irrthümlich als Morula bezeichnet. Im Ektoderm und Entoderm finden sich stets interstitielle Zellen, die indifferenten Charakter haben. Die freischwimmende Planula setzt sich fest, wird zu einer flachen Scheibe und lässt aus ihrem Centrum den Hydrocaulus hervorsprossen. Ist dieser einige Millimeter hoch, so erfolgt an seiner Spitze die Anlage des ersten Hydranthen.

Rostock, im Juni 1901.

Litteratur.

1. G. J. Allman, A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. London 1871.
2. A. Appellöf, Studien über Aktinien-Entwicklung. Bergens Museum. Aarbog 1900. I.
3. Arnold Julius, Virchow's Archiv. Bd. LXXVIII. 1879.
4. Bankroft Frank, Ovogenesis in Distaplia occidentalis Ritter with remarks on other species. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. Vol. XXXV. No. 4. Cambridge, Mass. U. S. A. 1899.
5. E. van Beneden, De la distinct. orig. du testic. et de l'ovaire etc. Bull. de l'acad. de Belgique. 2. Sér. Tome XXXVII. 1874.
6. —— Recherches sur la Maturation de l'Oeuf, la Fécondation et la Division cellulaire. Gand et Leipzig 1883.
7. —— et Neyt, Nouvelles Recherches sur la Fécondation et la Division mitotique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Acad. Roy. Belg. Sér. IV. Tome XIV. 1887.
8. R. S. Bergh, Studien über die erste Entwicklung des Eies von Gonothyraea loveni. Morph. Jahrb. Bd. V. 1879.
9. Theod. Boveri, Zellenstudien. Heft 1—4. Jena 1887—1901.
10. A. Brauer, Über die Entwicklung von Hydra. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LII. 2.
11. —— Über die Entstehung der Geschlechtsprodukte und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum Allm. Ebenda. Bd. LII. 4.
12. J. Ciamician, Zur Frage über die Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden. Ebenda. Bd. XXX. 1878.
13. —— Über den feineren Bau und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum. Ebenda. Bd. XXXII. 1879.
14. C. Claus, Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. Acalephen. Denkschr. der math.-naturw. Klasse der kais. Akad. der Wiss. Wien. Bd. XXXVIII. 1877.
15. Th. Doflein, Die Eibildung bei Tubularia. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII. 1897.
16. A. Goette, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Comatula mediterranea. Archiv für mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
17. O. Hamann, Der Organismus der Hydroidpolypen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XV. 1882.

18. O. u. R. Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Monogr. Leipzig 1878.
19. —— Die Actinien. Monogr. Jena 1879.
20. Jickeli, Der Bau der Hydroidpolypen. Morph. Jahrb. Bd. VIII.
21. N. Kleinenberg, Über die Entstehung der Eier bei Eudendrium. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV.
22. —— Hydra. Eine anatom.-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.
23. A. Korotneff, Zur Kenntnis der Embryologie der Hydra. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII. 1883.
24. R. v. Lendenfeld, Über Cölenteraten der Südsee. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII. 1883.
25. Theod. List, Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. Mitth. d. Zool. Stat. Neapel. 1897.
26. S. Lovén, Beitrag zur Kenntnis der Gattungen Campanularia und Syncoryne. Wiegmann's Archiv 1837, I.
27. H. Malfatti, Beiträge zur Kenntnis der Nucleine. Zeitschr. Physiol. Chemie. Bd. XVI. Heft 1—2.
28. E. Metschnikoff, Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886.
29. F. E. Schulze, Über den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. Leipzig 1871.
30. O. Seeliger, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoiden. Zool. Jahrb. Bd. VI. 1893.
31. E. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1880.
32. J. Thallwitz, Über die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroiden. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII.
33. Tichomiroff, Zur Entwicklungsgeschichte der Hydroiden. Russisch. Nachr. d. k. Ges. d. Liebh. d. Naturw., Anthrop. u. Ethnogr. Moskau 1887.
34. A. Weismann, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.
35. E. B. Wilson, The Development of Renilla. Philos. Trans. Vol. CLXXIV. 1884.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen sind mit der Camera lucida entworfen.

Erklärung der in den Figuren vorkommenden Buchstaben:

ct, Cuticula;
drz, Drüsenzelle;
ect, Ektoderm;
ect$_m$, Ektoderm der Subumbrella;
ect$_n$, Ektoderm des Spadix:
expl, Exoplasma;
ent, Entoderm;
entl, Entodermlamelle;
endpl, Endoplasma;
Glh, Glockenhöhle;
Glk, Glockenkern;
gz, Ganglienzellen;
iz, interstitielle Zellen;
k, Kern;
kfz, kolbenförmige Zellen;
kz, Keimzellen;
l, Furchungshöhle;
m, Muskelelemente;
N, Nucleolus;
nk, Nesselkapselzellen;
nz, Nährzellen;
pb, Proboscis;

ps, Perisark;
rg, Radiärgefäß;
rk, Ringkanal;
sbu, Subumbrella;
schz, Schleimzellen;
sp, Spadix;
spz, Speichelzellen;
st, Stützlamelle;
sz, Sinneszellen;
T, Tentakel.

Tafel XVI—XVIII.

Fig. 1. Längsschnitt durch ein älteres weibliches Gonangium, oben in den Medusen Furchungsstadien, unten junge Eier. Vergr. 110.

Fig. 1*a*. Glockenmund der Meduse, Ringmuskulatur, Ring und Radiärgefäß. Vergr. Öl-Immers. 1/12.

Fig. 2*a*. Längsschnitt durch ein Stammglied unterhalb eines jungen weiblichen Gonangiums, auf der einen Seite dargestellt. Im Ekto- und Entoderm die primären Keimzellen. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 2*b*. Dasselbe bei einem männlichen Stocke. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 3. Junge Gonophorenknospe. Zellen des Glockenkerns noch indifferent. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 4. Etwas ältere Knospe; Anlage der Subumbrella, Glockenhöhle. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 5. Weiter entwickeltes Gonophor im Längsschnitt. Tentakel nicht in der ganzen Länge getroffen. Vergr. 260.

Fig. 5*a*. Querschnitt durch ein etwas älteres Stadium, um die Radiärgefäße zu zeigen. *I* weibliche, *II* Quadrant einer männlichen Meduse. Vergr. 260.

Fig. 6. Aufnahme von Nährzellen. Vergr. *a* 145, *b*, 195.

Fig. 7. Junges Ei. Keimbläschen mit Membran, Nucleolus in Theilung. Differenzirung des Deutoplasmas in Exo- und Endoplasma. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 8. Keimbläschen isolirt, verschiedene Entwicklungsstufen, Nucleolus getheilt. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 2.

Fig. 9. Rückbildung des Keimbläschens, Schrumpfung der Membran, Auftreten des Ovocentrums. HEIDENHAIN gefärbt. Öl-Immers. 1/18. Oc. 1.

Fig. 10. Richtungsspindel, zweite, Richtungskörperchen. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 11. Beide Richtungskörperchen ausgestoßen, Chromatinrest im Ei. Öl-Immers. 1/18. Oc. 1.

Fig. 12. Eikern. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 13. Keimbläschen, Spermatozoen. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 14. Eikern und Spermakern. Neben einander lagernd. Öl-Immers. 1/12. Oc. 2.

Fig. 15. Spermakern im Eikern. Centrosoma mit Strahlung. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 16. Ei und Spermakern. Centrosoma beginnt sich zu theilen. HEIDENHAIN, Öl-Immers. 1/18. Oc. 1.

Fig. 17. *a*, Centrosoma; *b*, Spermakern; *c*, Eikern; *d*, kombinirte Figur in natürlicher Lage. HEIDENHAIN, Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 18. Furchungsspindel. Öl-Immers. 1/12.

Fig. 19. Rekonstruktion des Furchungskernes aus mehreren Kernvacuolen. Vergr. ZEISS, Öl-Immers. 1/18. Oc. 1.

Fig. 20. Dieselbe Art des Aufbaues aus ungleich mehr Bläschen. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 21. Zweizelliges Furchungsstadium. Vergr. 260.

Fig. 22. Vierzelliges Furchungsstadium. Vergr. 260.

Fig. 23. Entwicklung des achtzelligen Stadiums. Vergr. 260.

Fig. 24*a*—*d*, zwei-, vier-, acht-, zwanzigzelliges Stadium; *e*, Schnitt durch ein sechzehnzelliges Stadium. Vergr. 110.

Fig. 25. Viertheilung des Furchungskernes. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 2.

Fig. 26. Dasselbe mit beginnender Abfurchung des Dotters. Vergr. 260.

Fig. 27. Normales achtzelliges Stadium, Furchungshöhle. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 28. Dasselbe mit reducirter Furchungshöhle. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 29. 24zelliges Stadium ohne Furchungshöhle. Vergr. Öl-Imm. 1/12. Oc. 1.

Fig. 30. Entodermbildung. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 31. Entodermbildung. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 32*a*—*e*. Entodermbildung. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 33. Entodermbildung. Vergr. 260.

Fig. 34. Entodermbildung. Vergr. 260.

Fig. 35. Blastodermzelle mit tripolarer Spindel. Vergr. Öl-Immers. 1/18. Oc. 1.

Fig. 36. Ende der Entodermbildung. Vergr. 260.

Fig. 37. Erstes Auftreten der Stützlamelle und Abgrenzung der interstitiellen Zellen. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 38. Weitere Differenzirung des äußeren Keimblattes. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 39. Planula innerhalb des Gonophors. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 40. *a*, Abschnitt des vorderen Poles (beim Schwimmen) der Planula. Öl-Immers. 1/18. Oc. 1. *b*, Theil eines Querschnittes durch eine Planula; *c*, Nesselkapseln derselben. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 41. Planula mit zahlreichen Nesselkapseln im Ekto- und Entoderm Vergr. 260.

Fig. 42. Freischwimmende Planula, total. Vergr. 105.

Fig. 43. Schnitt durch dasselbe. Vergr. 260. *a*, *b*, Sinneszellen und Ganglienzellen. Vergr. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 44. Eine Larve kurz nach dem Festsetzen, total. Vergr. 40.

Fig. 45. Längsschnitt durch eine Larve im Moment des Festsetzens. Vergr. 260.

Fig. 46. Eine weiter entwickelte festgesetzte Larve. Mächtige Chitinbildung mit Lappung. Entwicklung des Hydrocaulus. Total. Vergr. 40.

Fig. 47. Querschnitt durch dieses Stadium. Vergr. 260.

Fig. 48. Theile desselben bei starker Vergrößerung. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 49. Bildung des Hydrocaulus, total. Vergr. 40.

Fig. 50. Querschnitt durch dieses Stadium. Vergr. Öl-Immers 1/12. Oc. 1.

Fig. 51. Dasselbe, Längsschnitt. Vergr. 110.

Fig. 51*a*. Wachsthumszone dieses Stadiums. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 52. Anlage des ersten Hydranthen, total. Vergr. 40.

Fig. 53. Längsschnitt durch einen solchen. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 54. Querschnitt durch die Proboscis. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Fig. 55. Form der Entodermzellen, Oberflächenschnitt. Öl-Immers. 1/12. Oc. 1.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10
Fig. 11
Fig. 12
Fig. 13
Fig. 14
Fig. 15
Fig. 16
Fig. 17
Fig. 18
Fig. 19
Fig. 20
Fig.

Fig. 5a
Fig. 5b
Fig. 5.
Fig. 7.
Fig. 10
Fig. 11
Fig. 13.
Fig. 21
Fig. 24.
a
b

Fig. 24.c

Fig. 24.d

Fig. 24.

Fig. 27.

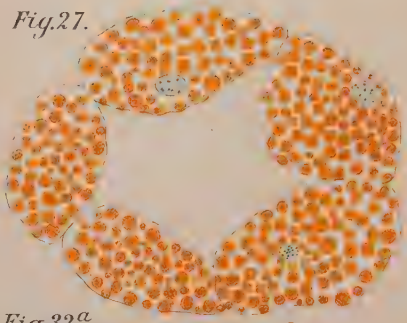


Fig. 28.

Fig. 2

Fig. 32.a

Fig. 32.b

Fig. 32.e

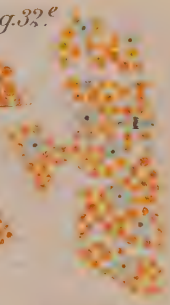


Fig. 32.d

Fig. 32.c

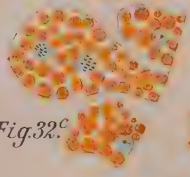


Fig. 33.

Fig. 39.

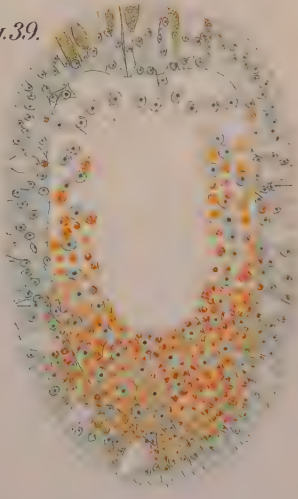


Fig. 41.

Fig. 38.

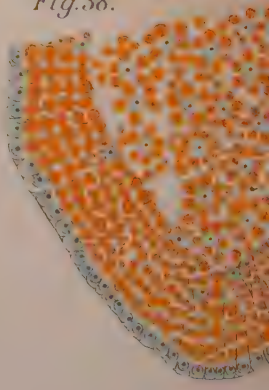


Fig.25.

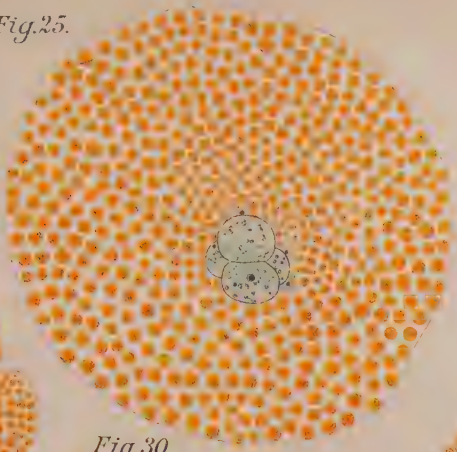


Fig.26.

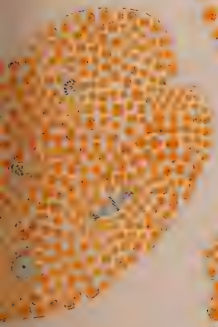


Fig.31.

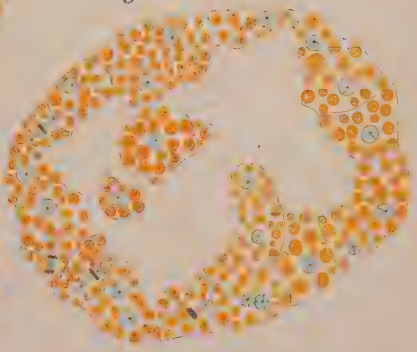


Fig.30.

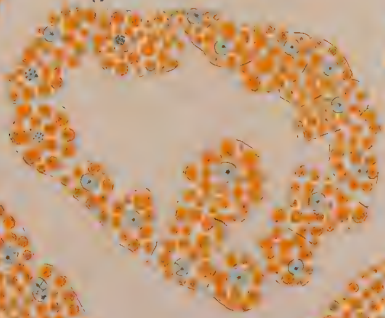


Fig.34.

Fig.36.

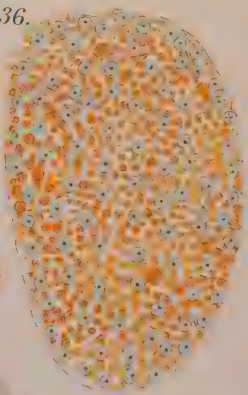


Fig.35.

ent

Fig.40b.

Fig.40c.

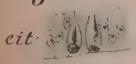
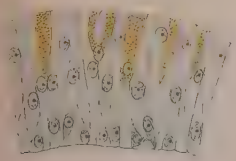


Fig.43a.

Fig.40a.



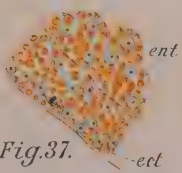


Fig.37.

Fig.42.

Fig.43b.

gelmann in Leipzig

Lith.Anst.v E.A.Funke, Leipzig

Fig. 43.

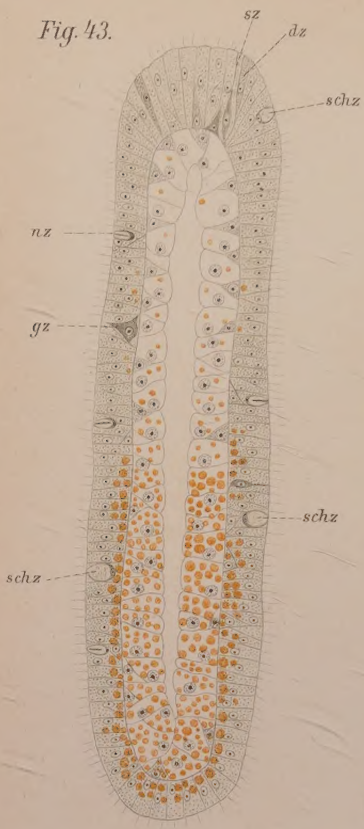


Fig. 44.

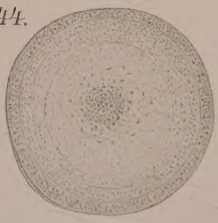
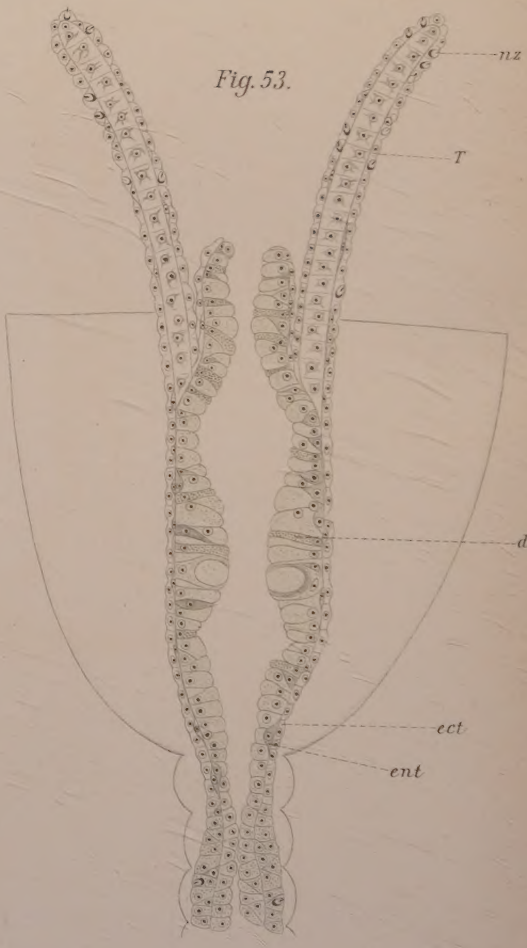


Fig. 46.

Fig. 45.

Fig. 4

Fig. 53.



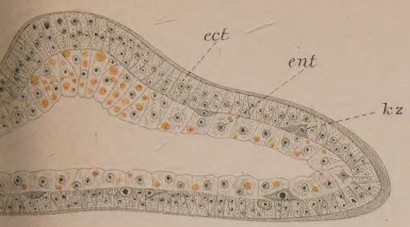


Fig. 48.

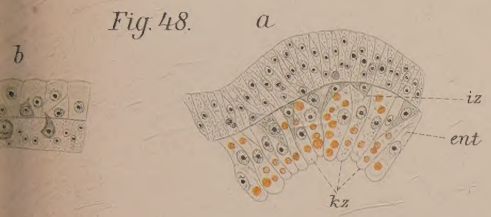


Fig. 49.

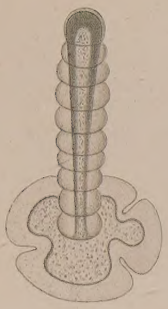


Fig. 52.

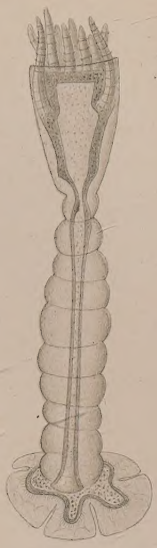


Fig. 50.

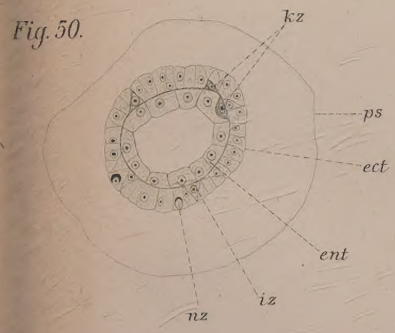
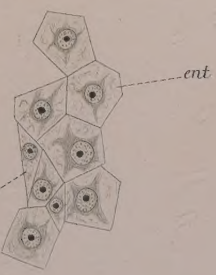


Fig. 51.

Fig. 51a.

Fig. 55.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

gelmann in Leipzig.